

ミノガ科進化の過程における習性と形態についての概観¹⁾三 枝 豊 平²⁾

On some basic concepts of the evolution of psychid-moths from the points of view of the comparative ethology and morphology

By TOYOHEI SAIGUSA²⁾

I 序 論

この論文の中で筆者はミノガ科の系統論における習性と形態の側面を統一的に研究する試論を示した。生物の系統発生はその過程の中に様々の側面を容している。一般的な分類学の研究者や同好者である我々に可能な最も容易な研究面は形態学と習性学の領域である。形態にせよ習性にせよ系統発生の過去の過程を実際に具現することも完全に実証することも現実には不可能である。ミノガ科の系統発生について研究する場合に、他の多くの昆虫の科のそれと同様に、我々は化石の資料を殆んど持たずに研究を続けなければならない。それ故に、我々の研究対象は現存種だけに限定されるが、このような対象の中からは直接には失われた過去の姿は見出し得ない。形態にせよ習性にせよ、それらの側面を系統論の中に反映させるためには現存種の実体及びその現象面を分類・比較する方法によって個体発生の過程や種間の差異の間にみられる諸形態、諸習性の分化の歴史性をひき出し、対象のそのような側面を動的に発展的にとらえなければならない。昆虫の形態は直接に具体的に我々が観察することのできる物質としての実体である。この点で形態の研究は習性の研究面より観察や比較の容易な研究領域である。そして、実際に研究する場合にも材料が種類数も個体数も共に最も多く容易に得られ、更に世界的な規模での研究もより可能なのがこの領域である。どの面より先に、昆虫諸群の系統論においては形態の側面が比較形態学的に真剣にとりあげられる必要がある。このことは、系統論に形態面の発展の側面があたえられるということだけにとどまらず、習性をはじめ他の系統論の諸側面の研究のためにひとつの仮説的な系統像を提供するという大きな意義を持つからである。

しかし、昆虫は生きて生活している状態がその本来の姿である。昆虫の諸器官の機能や生活をぬぎにした形態面だけの発展過程についての推論は系統論の単なる一面を構成しているにすぎない。ましてや、形態的には完成された静的な成虫の形態だけを対象にして推論された系統像からは、どのようにして、なぜそのような系統が発展し、形態分化が起ったかという問に対する答はほとんどひき出すことができない。このような間に答えるためには、次に我々は系統論の中に習性や生活の側面をもりこみ、そして形態と統一してみつめていくことが必要であろう。詳細な種ごとの生活史の調査と、そして種間の習性の比較を通じて、相異なる習性の相互関連を見出し次に習性を発展的に見るようにしなければならない。この際に原始性と特殊性の決定については広い視野に立って判断することが特に必要であり、この判定はいたずらに早まる必要はない。

生活史の研究は形態の研究よりも一層多く労力と鋭い観察力が必要である。この研究面は根気強く鋭い観察力だけで、特殊な器具がなくて研究が可能な分野でもある。さいわい、日本の蛾類についてはいつかの図鑑類により普通種の名前を調査する事が同好者にも可能になっている。習性の側面は人それぞれに別のとらえかたが起ってくる研究分野でもある。様々の見方の間に問題点が一層明確にあらわれてくることは間違いない。極く普通に

1) Contribution Ser. 2, No. 95. Entomological Laboratory, Kyushu University.

2) 福岡市箱崎 九州大学農学部昆虫学教室 Entomological Laboratory, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka. 現在. 福岡市大坪町 九州大学教養部生物学教室 Present address : Biological Laboratory, General Education Department, Kyushu University, Fukuoka.

産する1種の観察から2種の比較へと小さい群を対象にしても研究が可能である。従来、生活史という言葉はその適正な内容を持たずに用いられてきた。それは幼生期のみを対象にしたものであるとの印象をあたえたり、幼虫の概形の記載、脱皮回数、食草、発生回数の解明というような個条書的な内容に終始してきたことが多い。成虫が判明しておりその上で幼虫の調査をするといういきかたが多いために、どちらかといえば幼生期の記載が生活史の主体をなすような印象をあたえてきた。幼虫の形態の研究は生活史とは別に専門に種間差やその成長の過程における形態の変化について比較形態学的なまたは発生学的なみかたでなされなければ真の系統論への寄与も分類学的な同定の資料にもならない。我々は生活史を研究する際にずっと頭にこびりついてきた形態記載的な面の本来の姿を見なおし、習性の面に目を転換する必要がある。

“生活史”の調査により一層期待されるものはむしろ生活や習性の面である。卵より成虫にいたるまでのあらゆる時期にみられる諸習性と生活の面を単独に又は他の習性や生活面との関連のもとに分析的にあるいは総合的に詳細に観察し、考察し、形態との関係をもとらえながら、各習性とその個体の全生活とどのように結びついていくのか、生長に伴ってどのように変化していくか等の問題をあきらかにすることが第一段階として必要である。このような資料の集積の上に立って、近縁種との種間、属間の相違点や共通点を見出して、習性や生活様式の相互関連性を決定することが次の段階としてつづく。そして、このような相互関連性のなかに原始的な状態から特殊化した状態への動きをとらえ、統一ある新しい蛾の生活史の研究領域を開くようにしたい。この事は生活史の研究をその中から生ずる大派生分野としての比較習性学の段階にまで高め、さらに系統論に導入していくために是非共必要なことであり、多くの人達の協力のもとにはじめて達成される仕事である。

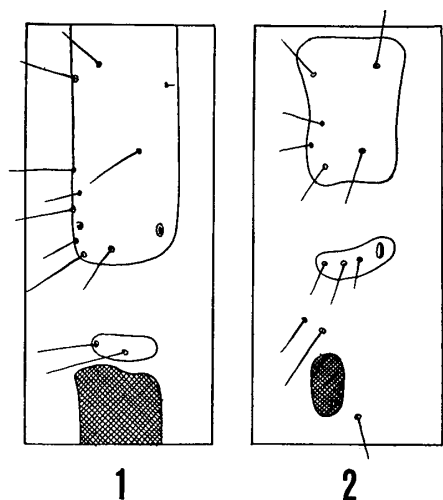
以下の論文の内容は日本産の材料を対象にしてなされた筆者のミノガ科の形態と生活史の研究の中から、習性と形態面が強く相互に関連しあいながら発展している面をとり出し、系統論に導入していく方法をも含めて、その概要を示したものである。観察の不完全さを多く残しているが、この科の系統論のおおよその問題点を示し得ると思う。ミノガ科のように、系統発生の過程で体の構造と生活が極めて密接に結びつきながら進化してきたと考えられる昆虫群においては、生活史の研究をぬきにしては全く系統論を展開することができない。他の科の蛾では、形態と習性が必ずしもこのように密接に関連しているものではない。しかし、形態との直接的な関連がつかめなくとも、習性面だけをひきだしても十分にその進化を論ずることのできる例が多いであろう。

日本産のミノガは、これまであまり研究されずに残されてきた科のひとつである。この論文の中に引用される多くの属、特に α , β , γ 群の属は *Bacotia* を除いて日本から正しく記録されるのははじめてである。それらの群の属は、その大部分が地衣を幼虫の食餌とし、山間の墓地の石塔や溪谷の岩壁等の面に生活しており、そのためにこれまであまり人々の注意をひかなかったものであろう。

稿を進めるに先立ち、筆者をこの方面の研究に導かれ、ミノガ科の生活史研究の重要性を強調なされた故江崎悌三教授、現在筆者が日頃から懇切な御指導を賜っている九州大学農学部安松京三教授、平嶋義宏助教授及び九州大学教養部白水隆助教授、宮本正一助教授に深く感謝の意を表す。九州大学農学部昆虫学教室の学生諸氏からは日常より研究材料や考えかたの上で多くの支援を受けている。特に、かつてミノガ科を研究されていた矢野宏二氏からは多くの研究材料をあたえられた。森本桂氏との討論により考えを発展させることができた点も多くある。あわせて感謝の意を表したい。

II ミノガ科の概観

ミノガ科 (Psychidae) は小形より中形の蛾を含む昆虫群で、現在世界より約 800 種程発見命名されており、その種類数からしても鱗翅目の中の小さな科を代表するにすぎない。この科の幼虫はミノムシと呼ばれ、1 令幼虫の時より筒状のミノを作り、その中に入って全幼虫期間をおくる。幼虫は蛹化の際にミノの前口部を閉じて他物に固着させ、それから体を反転して頭部をミノの後方に向けて位置し、蛹となり、続いて羽化する。成虫は多くは口器が退化し、♂はよく発達した翅と脚を具え、活発に飛翔する。♀は♂と同様の有翅のものから無翅無脚のものまで諸段階が存在し、生活と体の構造が密接に結びついている。そして、ある一定の必然性のもとに、平



第1図 ミノガ科及びヒロゾゴガ科
の幼虫の前胸刺毛。

1. *Bacotia* sp.
2. *Infurcitinea argentimaculella*
STANTON (WERNER (1958)より
改写)

行的に諸系統の中に諸段階が存在していると考えられる。

1. ミノガ科内部の多様性について

ミノガ科の内部の細分, 亜科, 族等の分割に関しては異なる研究者により幾つかの分類が示され, それらは相互にかなり相違したものである。異なった分類がなされた事は, この科の蛾が鱗翅目の他の科における亜科以下の分割の一般的な基準を越えて, 極めて著しい多様性を科の内部に容しているからである。ミノガ科内部の多様性についてここで個別的に検討するのはさけるが, それらは大体次のような形質にみられる。

8については, 1) 単眼が有ったり無かったりする事, 2) 口器が基本的構造を具えている状態から完全に退化消失する状態まである事, 3) 触角が糸状無毛のものから櫛歯を具え感覚毛を生ずるものまである事 (第2図1, 6), 4) 脚に葉状片 (epiphysis) や距が有ったり無かったりする事, 5) 異脈亜目 (Heteroneura) の基本的脈相を持つものから前後翅共に3本も翅脈が消化した脈相を持つものまである事等の点である。♀については, 前記のように8と同形で機能的な翅と脚を具える種から体の突出物が凡て失われ, 蛆状に退化した種 (第2図1, 第10図) まである。これらの成虫の形

態のほかに, 蛹の構造や成虫の習性に関して著しい多様性が認められる。

このように, 諸々の原始より特殊化への著しい幅のある特徴の組合せを持つ多くの種の自然分類の確立は TUTT や HEYLAERTS, REBEL 等の19世紀末より20世紀初頭の分類学者にとっては非常に困難な問題であったし, 世界のミノガの目録を1929年に作成した DARRA TORRE 及び STRAND にとっても容易な問題ではなかったと考えられる。最近のソ連の研究者 KOZHANTSHIKOV の業績においてもかなり完成された形での自然分類は示されていない。このような事情は, これまでの研究者が KOZHANTSHIKOV を除いて, ミノガ内部の多様性を系統発生的にとらえると共に, これに発展段階としての意義を見出すという, 両方の見方を明確に区別した上で系統論を展開しなかったからである。

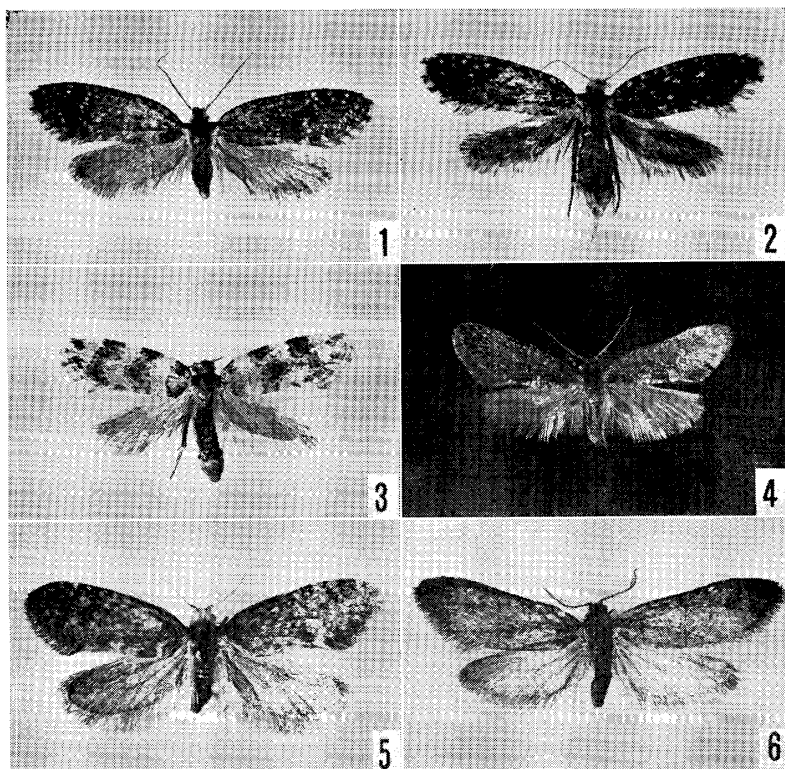
ミノガ科内部の多様性は, 内部の分類だけではなく, この科の鱗翅目の中での系統的な位置に対して様々の解釈をあたえた。

鱗翅目の亜目は, かなり安定した客観的な特徴により分類されているが, 上科の分割はほとんど脈相を主な特徴としてなされており, 未だ確立された体系は示されていない。ミノガ科のように脈相に多様性のある科をこの形質により決定された上科分類の体系に入れる事は多くの混乱を起した。これまで, 多くの研究者はこの科を二分し, ♀が有翅形の種をヒロゾゴガ科 (Tineidae) に所属させ, ミノガ科には♀が無翅形である種だけを含めた。このような分類をした研究者は, ミノガ科の中に原始的な群を見つけ, これと鱗翅目の他の科との関係を決定し, ヒロゾゴガ科の中に含めた事は可成り正しい処置であった。しかし, ♀の翅が退化している残りの群を, その脈相だけからマダラガ科 (Zygaenidae) 等いくつかの科と共にヒロゾゴガ科とは全く別の上科に所属させたり, ミノガ科を更に二分し, Psychidae と Taleporiidae とし Taleporiidae をヒロゾゴガ上科に入れたり Zygaenoidea あるいは Psychoidea と呼ばれる前記の上科に入れたりした事は, ミノガ科の同質性についての深い考慮を怠ったためである。

2. ミノガ科内部の同質性について

前項で記述したような多様性を容しながらも, ミノガ科は系統的にまとまった一群の昆虫であり, その系統発生の過程で現存の別の科を派生したりした事のない独立した一群である。この事は多様性を示す成虫よりもその個体発生の過程でより初期の幼虫や蛹の形態により支持される。Dyar が幼虫の形態によりミノガ科を鱗翅目の

独立の1亜目としたように、この科の幼虫は有翅形、無翅形の♀の種を問わず、前胸の単一の大形な背面硬皮板が凡ての背面刺毛群と共にL刺毛群や気門をも包含して大きく広がるという特徴により、他の鱗翅目全体の幼虫から容易に区別できる。この前胸の特徴のほかに、幼虫はその刺毛分布等の諸構造においても各種各群が非常に類似しており、科全体で均一である(第1図)。♂の蛹の頭胸部の構造もこの科全体を通じてかなり安定した特徴を示している。幼生期のこれらの特徴のほかに、この科の♂交尾器(第13図1)は諸属の間で構造の差が少く、浅く二分した *socii*, 前半部が単純に二分した *valvae*, 特異な構造を持つ *anellus*, *cornuti* や *carina* を欠く単純な *phallus* を具え, *gnathos* や *brachia* を欠くという科全体の共通した特性を持つ。この科の種が幼生期において均一なもので、他の科より明確に区別できるということは、なによりもこの科がその起源において一元的である事を示していると考えられる。成虫にあらわれる末梢的な特徴により、この科を大きくわけて全く別の上科にそれぞれ所属させたり、起源的に同一である事を認めながらも他の科との関係においてこの科の最も特化した群の特徴によりその系統的な位置を決定することは、明かに真の系統像より大きく離れた取扱である。



第2図 α , β , γ_1 群のミノガ.

1. *Narychia* に近縁の未記載属Aの1種, ♂, α 群(開張15mm).
2. 同上, ♀(開張12mm, よく発達した翅と長い産卵管に注意)
3. ヒモミノガ属の1種, ♀, α 群(開張12mm, 尾毛に注意)
4. *Solenobia* sp. ♂, β 群(開張14mm).
5. *Taleporia* sp. ♂, β 群(開張14mm).
6. *Bacotia* sp. ♂, γ_1 群(開張14mm, 楕歯状の触角に注意)

III ミノガ科の原始的特徴と♀の形態と習性にみられる段階性について

IV, Vにおいて、ミノガ科の多様性を系統的に、また発展段階的に説明するために、この項で筆者はミノガ科の♀にみられる諸群の形態と習性による分割について先に論ずる。次にこれらの♀の諸群が相互にどのような関係にあり、またその発展過程の上での位置づけについて考察するために、ミノガ科全体の習性や形態面の原始的特徴の決定方法について具体的に論ずる。この際、筆者は序に記したように比較の手法によって、種間の相互関係を決定し、その中から歴史性をひき出すようにした。そして、最後にこれらの♀の諸群を発展段階の上にならべてみた。

1. ♀の形態と習性にもとづく4群

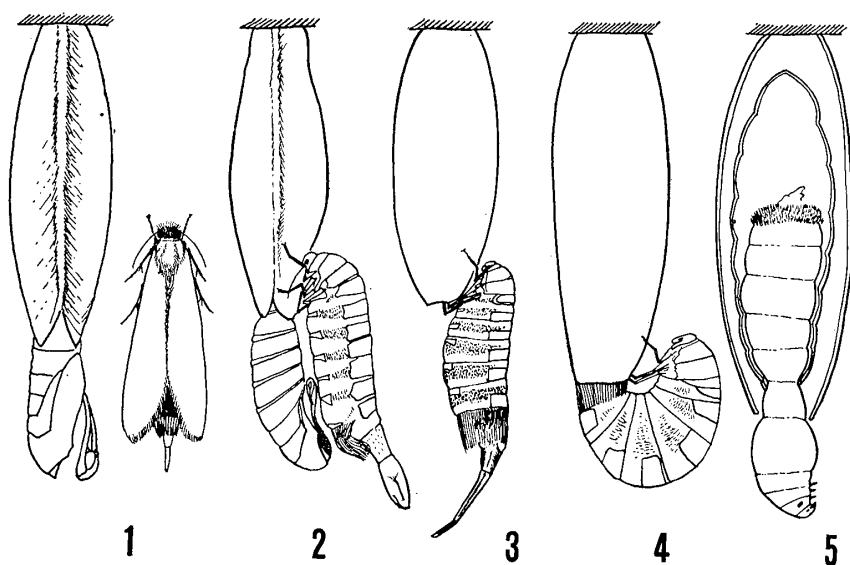
ミノガ科の多様性の中でも♀の形態と習性のそれは著しい。これらの特徴の発展は特にミノガ科の系統発生について研究する際に最も重視すべき点である。ミノガ科の諸属の♀のこれらの特徴の中で、発展段階的に著しく♀を特徴づけている形質として、形態については運動器官と産卵器官、口器を、習性については位置運動、産卵

習性，羽化習性等をひき出した。そして，これらの特徴の類形化によりミノガ科を4群 α , β , γ , δ に分け，それらの♀を次のように特徴づけた。

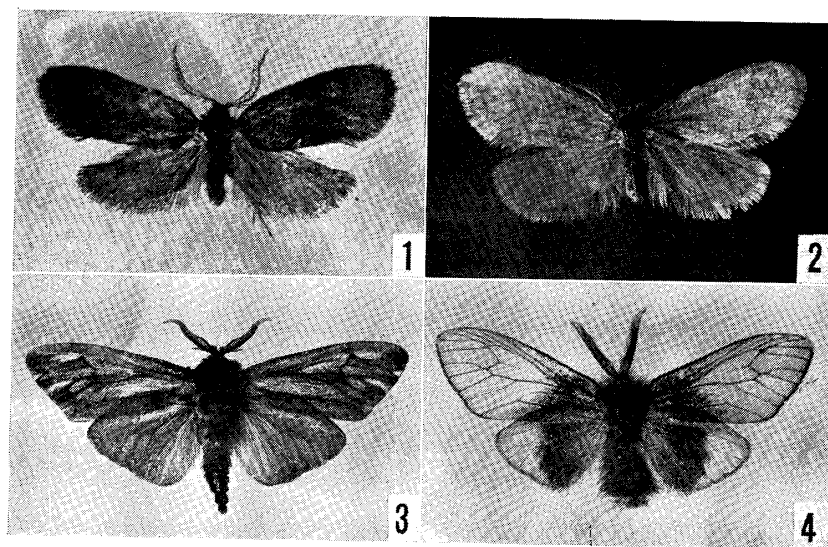
α (有翅有脚) 群：♀の蛹の翅は♂のそれとほぼ等長か，わずかに短い。蛹は羽化の際に腹部の背腹屈伸運動によりミノの後口部に移動し，蛹の前半身を後口より外に露出してから脱皮する(第3図1)。羽化後，♀はミノの上か，またはミノより少し移動して，翅を伸張する。♀は♂と同程度に発達した翅と脚を具え，充分な飛翔と歩行が可能である(第2図2)。♀はミノの近くにとどまる場合もあるが，多くはそこより移動する。♀は一般に不活潑で，同一場所に長時間静止している。交尾は尾端を接して，♂♀の頭部が反対方向を向く姿勢でなされる(第11図1)。産卵管は長い *apophyses anteriores* と *apophyses posteriores* を具え，充分長く伸張できる(第7図1)。♀は産卵管を長く伸ばして，物のすき間や集合しているミノとミノの間とかミノの内部に卵を産む。第7腹節には長毛が密生し，産卵の時にはこの毛を卵に混ざる。

この群に入る日本産の属は5属あり，既知の属は *Diplodoma* の一属，他は凡て新属。外国からは相当数の属が知られ，*Narychia*, *Melasina* 等の属は種類数が多い(第2図1～3)。

β (無翅有脚) 群：♀の蛹の翅



第3図 各群のミノガの♀の静止位置と姿勢の模式図
1. α 群 2. β 群 3. γ_1 群 4. γ_2 群 5. δ 群(断面を示す，外側はミノ，内側は蛹殻，♀は下端が頭部)



第4図 γ_2 , δ 群のミノガ(触角は楕円状)。

1. *Fumea* sp. ♂, γ_2 (開張12mm).
2. *Proutia* sp. ♂, γ_2 群 (開張18mm).
3. オオミノガ *Clania variegata* SNELLEN ♂, δ 群 (開張41mm, 日本産の最大種)。
4. ネグロミノガ *Eurukuttarus nigraplaga* WILEMAN ♂, δ 群 (開張22mm, 前翅の Cu_2 と A_1 が中程で合一しているのに注意)。

は♂のそれよりはるかに小形。蛹は羽化の際に腹部の背腹屈伸運動によりミノの後口部に移動し、蛹の前半身を後口部より外に露出してから脱皮する。羽化後、♀はミノの後口部か側部に静止し、大部分の属ではミノから離れない（第3図2）。♀成虫の翅は著しく退化し、全くないかあっても極めて小形で、その末端が脚の基節先端を越えない細長い膜状突起となっている。翅は全く飛翔の機能を果さない。♀の脚は♂のそれに比較して小形、跗節の小節が相互に癒合したり、距が消失したりする。♀は♂のように自由な歩行運動ができず、ミノの側面を不器用に歩くか、又はミノの後口部にしがみつ়く程度の能力しかない。交尾はα群のそれと異なり、♂♀が尾端を接しV字形に位置する（第11図2）。産卵管はよく発達した長い apophyses を具え、充分長く伸張できる。♀はこの長い産卵管をその個体の羽化してきたミノの後口部の縁と、そこから出ている蛹殻の間に差しこみ、ミノの内部に産卵する（第9図1）。卵は♀の第7腹節の毛束の毛と混ぜられて産付される。

この群に入る日本産の属は3属あり、その内の1属は新属、他は *Taleporia* と *Solenobia*、この他に欧洲から数属が知られ、*Taleporia* と *Solenobia* が最も種類数が多い（第2図4, 5）。

γ（無翅有脚）群：♀の蛹の翅は♂のそれよりはるかに小形。蛹は羽化の際にミノの後口部より外に蛹体を露出せず、♀成虫はミノの内部で脱皮誕生し、後口より外部に脱出してくる。脱皮後の♀の行動によりγ群は *Bacotia*, *Luffia* の2属のように成虫体をミノの外に脱出させ体を真直に伸ばすγ₁群（第3図3）と、*Fumea*, *Proutia* のように第6腹節位まで外部に出し、それより後方はミノの内部に入れたままU字形の姿勢を保って静止するγ₂群（第3図4）の二群に分けられる。♀成虫の翅は無いが、極めて小形の突起と変り、飛翔の機能を全く持たない。脚の節の癒着はβ群の種より著しく、歩行の機能を完全に失いミノの後口部にしがみつくだけである。産卵管の長さの体長に対する比は諸群のうちで最も大きく、2対の apophyses は共に極めて長く、産卵管も充分長く伸張できる。♀はミノの後口部より産卵管を挿入し、ミノの内部に残してきた蛹皮の中に産卵する（第9図2）。卵は第7腹節の毛束の毛を混合して産付される。

この群に入る日本産の属は4属あり、*Bacotia*, *Fumea*, *Bruandia*, *Proutia* で、凡て欧洲より知られている属であり、この他に欧洲より *Luffia*, *Masonia* の2属が知られている（第2図6, 第4図1, 2）。

δ（無翅無脚）群：♀の蛹の翅は完全に消失し、脚も小突起状であるか又はこれを欠く（第10図）。蛹は羽化の際にミノの後口部より外に蛹体を露出させず、♀成虫はミノの内部で“脱皮”する。“脱皮”しても♀成虫は蛹の皮の前端部を破るだけで、蛹の殻の中にとどまり、時々後半身で体を支えて、前半身をミノの後口部より外に出し下垂する（第3図5）。いずれにしても、♀の尾端はミノの内部深くにあるために交尾は特異の状態となされるは♀のミノの後口部に止まり、腹部を後口部より挿入し、次に腹部全体を長く伸ばして蛹の皮と♀成虫の間に割込ませ、交尾器が♀の交尾口にとどいたところで交尾がなされる（第11図3）。♀の体の形態は極端に単純化し、翅は完全に失われ、脚はないが、微小な突起に変化し、分節はほとんど認められない。産卵管は前三群に比較して極端にその体長に対する比が小、いぼ状で apophyses は極めて短く、産卵管は長く伸ばす事ができない（第7図2）。第7腹節の毛は短く、ピロード状に密生する。♀は蛹皮内にあって産卵をはじめ、蛹の殻をその後端より卵で埋めつくし、産卵が終ると卵塊の表面を尾毛で密に被い、厚い栓を作る。産卵後に♀は多くは後口部より脱出落下し、間もなく死ぬ。

この群に入る日本産の属は約10属、*Clania*, *Nipponopsyche*, *Oiketicoides* 等の種が普通に産する。外国には相当数の本群の種が知られ、*Epichnopteryx*, *Psyche*, *Acanthopsyche*, *Clania*, *Amictodes*, *Oreopsyche* 等が大きな属である（第4図3, 4）。

2. 諸群間の相互関係

ミノガ科の♀についての前項での4群の分割は単に重要な特徴にもとづいて類型化を行っただけであり、進化、発展の過程における位置づけはなされていない。習性にしても形態にしても、それらの特徴を系統論の中に導入するためには諸特徴を他種のそれと単一に又は別の特徴との関連のもとに総合的に比較し、種や群の間の相互関係を決定し、原始形より特殊化への動きの中で把握しなければならない。ミノガ科の♀について筆者が前

項の中で意識的に配列した諸群の序列 α , β , γ , δ は各形質について相互に関連をもったかなり判然とした一定の筋道をもあらわしている。各形質の中で運動器官, 羽化の習性, 産卵器官と産卵習性について比較を容易にするために表示すると下表のようになる。

	α 群	β 群	γ 群	δ 群
翅の有無	大形発達	微小・欠除		
脚の有無	発達			微小・欠除
羽化習性	ミノ外脱皮		ミノ内脱皮	
産卵習性	ミノ内産卵		蛹殻内産卵	
産卵管	細く長い			イボ状

このように、重要な特徴を組合わせてみると、 α , β , γ , δ と結ばれるこの関係は、この序列を破って β が α に、 γ が β にというように、その位置を他のもので変える事のできない一定の緊密な関係であることがわかる。このような配列がミノガ科の発展をどのように反映し、いずれがより原始的であるかという発展段階としての意義は次項以下で説明する。

3. 原始的特徴の決定をめぐる

i. 鱗翅目の成虫の外部形態にみられる原始的特徴とミノガ科との関係

ミノガ科は鱗翅目の一科であり、この目の昆虫は極く一部の例外を除いて、凡て充分発達した翅と脚を持っている。これらの特徴はこの目の本来の普遍的特徴であり、この点よりミノガの♀の諸群の内、翅や脚及び触角等が充分発達している α 群が形態的には最も原始的である事は明白であり、反面 δ 群のような単純化は翅や脚の二次的な退化によりもたらされたものである。形態に関する限り α , β , γ , δ の関係の中で出発点を成すのは α 群であろう。

次にミノガ科の♂と α 群の♀について諸特徴の原始性について検討してみる。

口器：異脈亜目における口器の原始的構造は大腮が消失し、小腮は stypes より小腮鬚と外葉 (galea) を生じ、小腮鬚は 5 節に分節し、3 節と 4 節の間で前半部が下方に屈曲し、外葉は未だ著しく長くない。小唇は不完全、下唇鬚が 3 節に分節している。ミノガ科においては α 群の未記載の属ヒモミノガ属が極めて短い外葉と 3 節に分節した小腮鬚、3 節の小唇鬚を具え、この科の中で最も原始的構造を残している。 γ 群や δ 群の♂の口器は付属物を全く欠く事から、これらの群はこの科の中で最も退化の著しいものと考えられる。

触角：昆虫全体に亘って触角の各小節は単純な、付属物を欠く状態が基本的である。ミノガ科においても糸状の触角が原始的なものであり、櫛歯を具えている状態は二次的な特殊化である。 $\alpha \cdot \beta$ 群の♂には糸状の触角を持つ種と櫛歯状のを持つ種とがあり、 $\gamma \cdot \delta$ 群の種は全て櫛歯状の触角を持つ (第 2, 4 図)。♀の触角は α , β , γ 群ともに糸状である。

単眼：鱗翅目の諸々の科に単眼を具える科が多い。単眼の有無は鱗翅目の系統上の一般的な高等下等とはあまり関係がない。しかし、単眼は存在する状態が原始の状態であり、ミノガ科では *Taleporia*, *Bankesia*, *Diplodoma* 等の $\alpha \cdot \beta$ 群の種に僅かに認められる。ミノガ科の祖先形は単眼を具えていたものである。

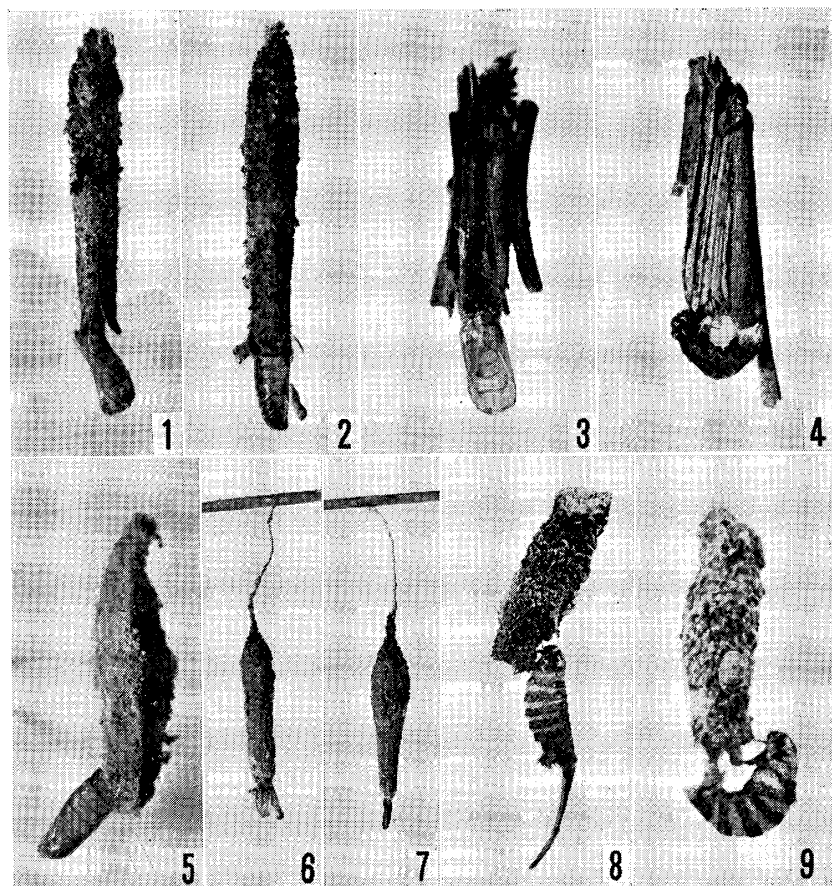


第5図 ヒモミノガ属の1種の筒。左方の下垂しているのが幼虫の筒、右方木瘤より上に向いているのが蛹の筒、これは短く切りおとされ、蛹室外羽化した蛹の殻がみえる。

脚：異脈垂目の脚は基本的には前脛節中央に1本の葉状片 (epiphysis) を、中脛節末端に1対の端距 (terminal spur) を、後脛節に各1対の内距 (inner spur) と端距を具える。これらの付属突起を欠く状態はあきらかに二次的な退化消失の結果である。ミノガ科では α , β , γ 群の殆んど凡ての属にこの基本型がみられ、 δ 群においては距は一般に消失し、葉状片もしばしば消失する。

脈相：異脈垂目の基本的脈相では前翅において Sc, $R_1 \sim R_5$, $M_1 \sim M_3$, Cu_{1a} , Cu_{1b} , Cu_2 , A_{1+2} の合計13本の翅脈が翅縁に達する。中室端には R_3 と R_4 を結ぶ横脈により小室 (areole) が形成される。Mは中室内で分枝して M_3 を派生し、cellula intrusa を形成する。 A_2 は短く先端部は A_1 と合し、両脈により小室が翅底部近くに形成される。このような脈相は α , β 群の *Melasina*, *Diplodoma*, や *Taleporia* 等の属にみられ、また Cu_2 と A_1 の独立性は α , β , γ 群全種にみられ、 δ 群は極く一部の例外はあるが、areole を欠き、Mは中室内で単一か消失し、 Cu_2 は A_1 の中央部に結びつき、独立に翅縁に達せず、 A_2 は A_1 と合したあと再び短く分離する。このような δ 群の脈相の特徴は二次的な特化か退化の結果である。

このように、 δ 成虫の体の構造の特殊化に関しても、 α 群や β 群は原始的特徴を最も多く具え、これに γ 群が次ぎ、 δ 群は最も特殊化した特徴を具え、 γ 群の体の構造や習性にみられる特殊化の序列に一致している。



第6図 各種のミノと羽化後の蛹の位置。

1. *Taleporia* sp. ♂, β 群 (17 mm).
2. *Taleporia* sp. ♀, β 群 (♂と同様にミノ外脱皮をしている, 20 mm).
3. *Proutia* sp. ♂, γ_2 群 (13 mm).
4. *Proutia* sp. ♀, γ_2 群 (下端の黒いのが♀成虫の死体, 静止の姿勢を保っている, ミノ内脱皮のため蛹殻は外に露出していない, 13 mm).
5. *Narychia* に近縁の未記載属 A, ♀, α 群 (ミノは典型的な三角柱状, ♀も♂と同様にミノ外脱皮をしている, 14 mm).
6. *Pteroma* sp. ♂, δ 群 (蛹化の際にミノをひもで下げる, 蛹殻が下端に見える, 22 mm).
7. *Pteroma* sp. ♀, δ 群 (♀はミノ内脱皮, 前半身を下垂させている♀成虫がみえる, 25 mm).
8. *Bacotia* sp. ♀, γ_1 群 (♀はミノ内脱皮をして, 体を全部ミノの外に出す, 長く伸ばした産卵管とミノ内に入っている中・後脚に注意, ♂を待つ姿勢, 14 mm).
9. *Bacotia* sp. ♀, γ_1 群 (産卵中, この姿勢は *Proutia* sp. の姿勢によく似ている, 11 mm).

ii ミノガ科の発展を検討する上での重要な基礎資料

この項で説明する諸性質はミノガ科の♀が現在あるような状態に発展するための必然性をこの科の初期の段階にあたえ、更に各発展段階への飛躍を促進させたと推定できる重要な要因である。

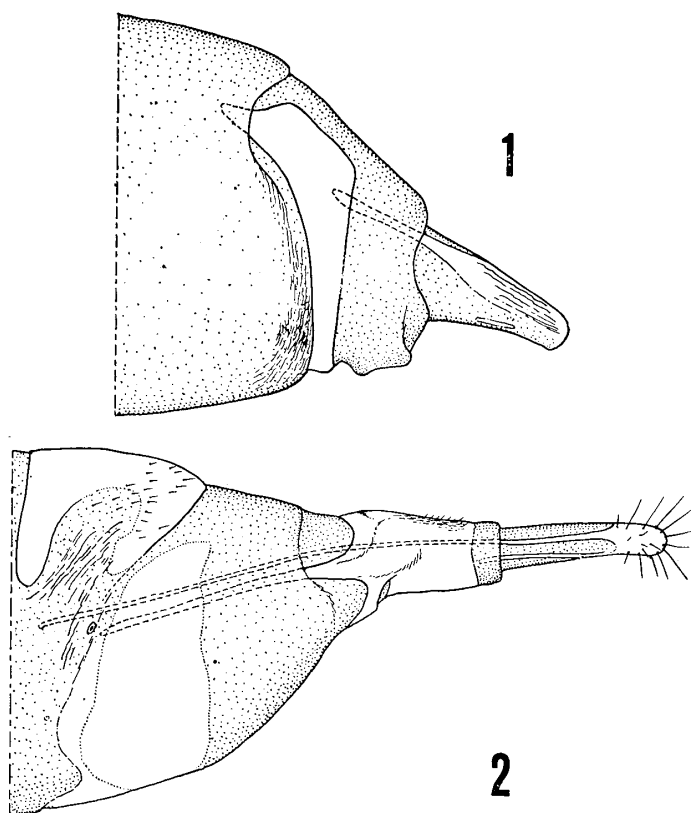
ミノガ科幼虫の携筒性の起源について

ミノガ科の幼虫の携筒性—ミノの中に入っ
て、これをひきずって生活する習性—はこの
科の発展の初期の段階においては、直接に成
虫の形態や習性に関与しなかったと考えられ
る。しかし、この性質は後にミノガの♀の全
形態、全習性の退化、特殊化のための一大要
因となっている。鱗翅目のみならず、昆虫全
体についてみてもほとんど例をみない♀の体
の極端な退化は、幼虫の携筒性がなければ達
成されなかったと考えられる。

鱗翅目の中で、蛹化に際して繭のような被
覆物を幼虫体の周辺に作り、この中で蛹化す
る種は極めて多い。これと同様の習性は、完
全変態群のほとんど凡ての目に、殊にそれら
の中でより原始的な群に顕著に行きわたって
いる習性であり、蛹はこの蛹室により後胚子
期における最も不安定な一時期を保護されて
いる。この蛹化に際しての被覆物とは別に、

鱗翅目の幼虫の中には、幼虫期の多くの期間を自作の筒状の巣の中に入っ
て、これをひきずる生活をする特殊な
ものがある。このような性質を持つ主な幼虫はマグリガ科 (Incurvariidae)、ヒゲナガガ科 (Adelidae)、ヒロズ
コガ科 (Tineidae)、ミノガ科 (Psychidae)、ツツミノガ科 (Coleophoridae) のほとんど全ての種、キバガ科
(Gelechiidae)、マルバキバガ科 (Oecophoridae)、メイガ科 (Pyrallidae) の一部の種等である。

鱗翅目の幼虫の生活様式を系統発生との関連のもとでとらえると、そこに次のような一連の傾向が導かれる。
同脈亜目のコウモリガ科 (Hepialidae)、スイコバネガ科 (Eriocraniidae) (コバネガ科 (Micropterygidae) は
その全ステージの形態の特異性より鱗翅目とは独立の目コバネガ目 (Zeugloptera) とするのが妥当である) や、
異脈亜目の中の多くの小蛾類の諸科、ボクトウガ科 (Cossidae) 等の幼虫は、その全幼虫期を植物の組織の中—
材や茎の中、葉肉内等に穿孔して、生活するものが極めて多い。これに対して幼虫期の全期間又はその後期に筒
を作り、この中にあってこれを引きずって自由生活をする幼虫や、食物等を綴ったり、巻いたりして一種の固定
的な被覆物や隠家を作り、この中で生活する幼虫が小蛾類の大形の種を含む科に多い。これらの内で、前者は携
筒性幼虫を指し、後者はハマキガ科 (Tortricidae) やメイガ科、セセリチョウ科 (Hesperiidae) 等の幼虫を指
す。以上の二つの生活様式をする種を含む科より形態的にも系統上でも、一層特殊化している大蛾類の諸群シャ
クガ上科 (Geometroidea)、カギバ上科 (Drepanoidea)、カイコガ上科 (Bombycoidea)、ヤガ上科 (Noctu
oidea)、アゲハチョウ上科 (Papilionoidea) 等の幼虫はそのほとんど凡てがこれまでの生活様式とは別の植物組



第7図 ミノガの♀の腹端部。

1. シバミノガ (*Nipponopsyche fuscescens* YAZAKI)
(短く退化した apophyses に注意)。
2. *Narychia* に近縁の未記載属 A (長い apophyses
に注意)。

織内でもなければ、被覆物も作らない裸出された状態で自由生活をする。このような、植物組織内→筒・被覆物内→自由生活という鱗翅目の幼虫の生活様式にみられる一連の動きは、細部には多少の問題を残すが、鱗翅目全体の系統の上で、成虫体の大形化をも伴いながら、原始的なものから高等なものに発展する過程の中で変化してきた動きと思われる。これに似た幼虫期の生活場所の一連の変遷の傾向、土壌・水・植物組織中→陸上での乾燥した環境における自由生活という過程は、完全変態群の諸目にみられ、広翅目 (Megaloptera)、長翅目、毛翅目のように完全変態群の中でも原始的な群ではその目のほとんど凡ての種が前の生活様式をとり、脈翅目、鱗翅目、膜翅目、双翅目等の目では、その目の原始的な群が前の生活様式を、特殊化した群が後の生活様式をとるのが一般的な傾向である。この傾向は多湿環境より乾燥した環境への生活場所の発展として理解できるし、また被覆物を作ったり筒をひきずる習性は乾燥した環境への移行の段階を代表していると思われる。携筒性幼虫は鱗翅目の他に少数の昆虫群にあらわれ、特に毛翅目の幼虫の携筒性は規模も大きく、多樣的である。鱗翅目と毛翅目にみられる携筒性の起源は異なるものであろう。鱗翅目の3段階の生活様式を通じて、この目全体に普遍的にある習性として、蛹化の際に蛹室を形成する事は筒や隠家を作る一部の特殊な習性とは直接的な因果関係は認められない。このように、ミノガ科の携筒性は前述のような形態にみられた原始性より断判されたこの科のおかれている系統上の位置として必然的に獲得された習性であると考えられる。ミノガ科やヒロズコガ科の一群はその食性が特異で、下等植物である菌類や地衣類を食う群であり、幼虫の携筒性はヒロズコガ科の多くの種のようにキノコの組織内に穿孔してこれを食物としていた原始的な群が、これより外部に脱出する生活の変化の下で多くのヒロズコガ科やミノガ科のように筒を作る習性を獲得したものであろう。ヒゲナガガ科やマカリガ科等では幼虫の初期の段階では潜葉性であり、その後期にいたって組織より出て筒を作る生活に転換する。しかし、ヒロズコガ科やミノガ科にみられる携筒性は一令幼虫期よりあらわれてくる。ミノガ科の中にも *Melasina*, ヒモミノガ属, 新大陸に分布する *Anaphora* の中には、ミノガ科全般にみられる携筒性を示さず、地中に孔道を作ってその中で生活したり、短く樹皮内に穿孔し、その部分より管状のひもをのばしてその中で生活する種が存在する (第5図)。この事は原始的なミノガやヒロズコガの祖先形よりミノガ科が分化した初期の幼虫の習性は、未だ完全な携筒性を獲得していなかった事を暗示しているように思う。

羽化習性に関して ミノガ科の羽化に際しての♀の動作は、ミノガ科の産卵習性を変化させ、 γ より δ への発展に参与したと考えられるし、又 α , β の段階がいかに γ , δ の段階に先行するかを説明する有力な傍証となる。完全変態群の幼虫が蛹化の際になんらかの蛹室を形成することはこの群に普遍的にみられる原始的な習性であり、虫体の周囲に被覆物を作らず裸出された状態で蛹化する習性は二次的で一部の鞘翅目や蝶類にみられるのみで極めてその例が少い。このような蛹室は口器の付属絹糸腺や肛門より出される物質で綴られた物から単に地中に室を形成する程度のものまで様々である。しかし、携筒性幼虫においては蛹室は幼虫期の筒に多少の加工が加えられて完成される。このような閉鎖された蛹室から羽化に際して成虫が脱出する方法は広翅目、脈翅目、長翅目等の原始的な昆虫群では凡て蛹室の特定部を蛹の大腿でかみ切って開くか、あるいは蛹が蛹室の出口まで運動してきて、室外に蛹体をのり出し開放された環境に体の一部又は全体を露出させてから脱皮する方法がとられる。双翅目の原始的な群にもこのような脱出方法がとられている。このように、羽化の際の蛹室外脱皮は完全変態群の普遍的な習性である。鱗翅目でも植物組織内に侵入するコウモリガ科、ボクトウガ科、ツマオレガ科 (Lyonetiidae), スカシバガ科 (Aegeriidae), ヒロズコガ科等においては蛹は孔道の出口の蓋を破るか、繭より体の一部又は全体を脱出させ、植物組織の外に蛹体を露出して脱皮する。携筒性幼虫の内、より原始的なマカリガ科、ヒゲナガガ科、ヒロズコガ科、ミノガ科等では筒の前口部を固定し、体位を逆転させて蛹化し、羽化の際には筒の後口部より蛹体を外部にあらわしてから脱皮する。これに対し、一部のミズメイガ、ツツミノガ科等の携筒性幼虫の場合では蛹は筒の中で成虫に脱皮し、成虫が出口から外部に脱出してくる。葉を綴ったり葉面に糸を張って生活する幼虫も蛹化の際には蛹室を作る。これらの種の蛹は羽化の際には前記2例のいずれかをとり、一般に前者すなわち蛹室外脱皮が多い。幼虫が自由生活をする種はそのほとんどすべてが羽化の際蛹室

内で脱皮して成虫が開放された環境に脱出する。このように鱗翅目における羽化の際の蛹室外脱皮は系統的にも原始的な、また幼虫の生活様式においても前2段階の群に多く見出される原始的な羽化習性であり、蛹室内脱皮は二次的なもので、幼虫の生活様式においても綴りの生活や自由生活をする種に見られるものである。ミノガ科における♂全体や $\alpha \cdot \beta$ 群の♀の羽化習性はこの科の原始的な習性であり、 $\gamma \cdot \delta$ 群の♀の羽化習性に先行するものである事は明白である(第6図1~7)。

産卵管の構造と産卵習性に関して 産卵管の構造と産卵習性、産卵場所に関する完全変態群の諸目における相互関係は前2習性のように単一なものではない。鱗翅目においては基本的には腹端の第8, 9+10節は、第8腹節の背板両側より体腔内に陥入して出来た突起 *apophyses anteriores* と弁状に変化した第9+10腹節 (*papilla analis*) の基部より陥入した突起 *apophyses posteriores* の2対の突起及びこれに付着する筋肉により自由に伸縮できる。スイコバネガ科、マガリガ科、ヒゲナガガ科等では *papilla analis* の先端は鋭く尖り植物組織中に産卵する事が知られている。ヒロズコガ科でも、また他の充分に伸縮可能な産卵管を具えた多くの科の蛾でも♀は産卵の際には腹端部を前述の構造により長く伸ばし、物の隙間にさしこんで産卵するものが多い(第7図)。2対の *apophyses* が短く、産卵管を充分に伸長出来ない種では産卵が露出面上になされ、このような腹端の構造は系統的にも特殊化した科に多い。ミノガ科の物の隙間に産卵する習性は、ヒロズコガ科の同様な習性と直接的な関連を持ち、この群本来の原始的な産卵習性である。

4. ミノガ科の祖先形の想定とその系統上の位置

これまでの検討を通じて、ミノガ科の保有する原始的特徴をおおよそ把握することができた。ここではそれらを総括して、この科の祖先形を想定する。

現存のミノガの共通の祖先形は次のような特徴を持つものであったと考えられる。幼虫は前胸部のL刺毛群と気門が背面硬皮板上にあった。幼虫は茸類に穿孔する生活より携筒性幼虫に移行する初期の段階にあり、携筒性の幼虫は背と腹の区別のある両端部にひさしを持つミノの中に入って1令幼虫より生活し、蛹化に先立ってミノの前端部を固着し、頭部を後端部に向けて蛹化し、羽化は蛹室外羽化の様式がとられた。幼虫は初期には茸類を食っていたものであろうが、後に自由生活をするようになって、地衣類や昆虫の死体等を食うようになった。幼虫は約1年間かかって成長し、そのため発生回数は年1回であった。成虫は♂♀共によく発達した翅を具えており、頭部背面にはあらく毛状鱗が冠状に生じ、複眼と単眼は1対ずつあり、触角は糸状で第1節の背面には総状に鱗毛が密生し、残りの節は全体が細く短い鱗片で被われ、腹面には繊毛が生じていなかった。口器は3節に分節した小腮鬚と小唇鬚、極めて短い外葉を具えていた。翅は異脈亜目の基本的な脈相の翅脈を具え、中脈は中室内で分枝し、 R_4 と R_5 の共通の柄は中室内にだけ存在し、全ての脈は独立していた。翅は *aculea* を欠いていた。脚は前脛節に長い1本の葉状片を中脛節に1対の端距、後脛節に各1対の内距と端距を具え、後脛節の背面には長軟毛があらく生えていた。♂交尾器は先端が浅く二分した *dorsum*、先半分が深く二分した *valvae*、単純な *phallus* を具え、*gnathos* や *brachia* はなく、*tegumen* と *vinculum* は癒合せずに両者の間には境界構造があった。♀の第7腹節にはその背面、腹面の両域より長軟毛が密生していた。*Apophyses anteriores* も *apophyses posteriores* も共に腹部長に近い程長く、そのために産卵管は長く伸長できた。♀の生殖器系は二門式であった。♂♀共に口器が退行的であり、殆んど摂食せずに活動した。交尾は尾端を接して一直線上にならんだ姿勢でなされた。♀は一般に活動が不活潑で、羽化場所近くの物の間隙に長い産卵管を挿入して尾毛と共に卵を生んだ。

このようなミノガ科の仮想祖先形は、幼虫の形態を除いて他の特徴は殆んどヒロズコガ科全体又はその一部と共通であり、ヒロズコガ科が他の近縁諸科より区別されると同じようにこの祖先形もヒロズコガ上科の他の科と区別できるものである。

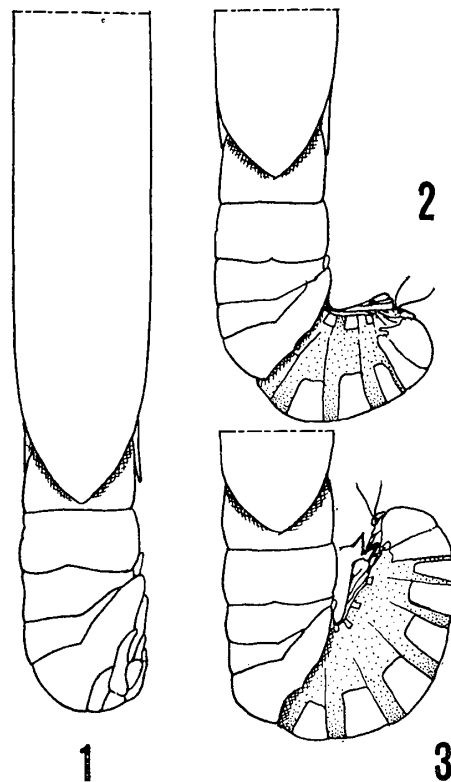
5. ♀の発展段階として $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \rightarrow \delta$ の発展方向を仮定する。 ミノガ科の祖先形の具有する諸特徴は α 群の♀の一般的な特徴に一致する。そして♀の各群の中では α 群が相対的に一番原始的であることも確定した。

筆者はIVにおいて♀の形態と習性の退化の系列について検討するために退化の過程のおおよその想定をする必要がある。そして、その想定された過程は $\alpha \sim \delta$ 群の一般的な特徴を段階として置換したものすなわち $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ の諸段階が $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \rightarrow \delta$ の順序に発展してきたとするものである。勿論各段階の内容は、あくまでも各群の中の実在的な種の中から抽出された一般的な普遍的な特徴であり、特殊な、♀の退化の系列とは無関係のものは省略されなければならない。このような段階を想定したことは、諸群の一般的な特徴が次群の一般的特徴に転化するための必然性を具えており、同様に諸群の一般的な特徴に対応する諸特徴が前群のその深い歴史性を具えている事も含めて各隣接群の間には多くの共通的な特徴がみられるからである。IVにおいてはこのような想定にもとずいて $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \rightarrow \delta$ という♀の退化の段階を説明したい。

IV ♀の発展段階としての $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ の序列の必然性について

ここでは、前項で仮定した $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \rightarrow \delta$ という諸段階がミノガ科の♀の発展段階としてどのように説明できるかについて検討を加え、この論文の主題であるミノガ科の発展における形態と習性の側面の相互関連性をあきらかにしたい。器官の退化と習性の変化の先行関係については両者の相互連関とその中からくみとれる歴史性より判断して説明をあたえるようにした。筆者の現在の能力では十分にミノガの♀の退化の要因論を展開することはできない。しかし、器官の退化の説明には多くの点で使用・不使用説に近い立場の説明をしなければならないと思われる。

α 段階の起源。 過去の時代にミノガ科を派生した蛾類群はヒロズコガ科に最も近い類縁関係を持つものであったと考えられる。このような蛾類群より最も原始的な初期のミノガへの分化は最初に幼虫の前胸背面の背面刺毛群(XD, D, SD 刺毛)を含む硬皮板(sclerite)が拡大し、側面刺毛群(L刺毛)と第1気門を含む硬皮板と合体することによりはじまったと思われる(第1図)。この幼虫における分化がミノガ科を他の蛾類群より区別できる唯一の根本的な特徴であり、ミノガ科の最も安定した同質性であることは前述した。そしてこの幼虫の分化とほとんど同期的に交尾器のgnathosの消失が起ったと考えられる。このような初期のミノガは機能的な口器を具えていたし、又それを充分使用していたであろう。しかしこの機能的な口器は α 段階を通じて平行的に退化の方向に向った。この段階で口器の退化を起こした原因は幼虫期における食物摂取量の増加等による♀の卵巣の早期発達であったと考えられる。蛹期に成虫の形態形成が極端に進展し、♀の生殖細胞が完全に成熟して成熟卵となり、羽化した♀は羽化後に更に摂食し卵巣を成熟させるための期間と摂食活動が完全に省略され、産卵期は羽化後の交尾の時間だけに条件づけられたにちがいない。このような生活を通じて口器はほとんど使用されない状態になり、これに続いて口器の退化がひきおこされたのであろう。発達した卵巣を持ちながらもまだかなり原形をとどめる口器を具えているヒモミノガ属(第2図3)の存在は、この間の過程を説明するのに重要である。ミノガ科における口器の退化は直接には口器の不使用のもとで起こったものであろうが、退化を容易に可能ならしめたのは鱗翅目における退行的な口器の構造という形態上の基盤があったからであろう。ミノガ科やヒロズコガ科、一部のマカリガ

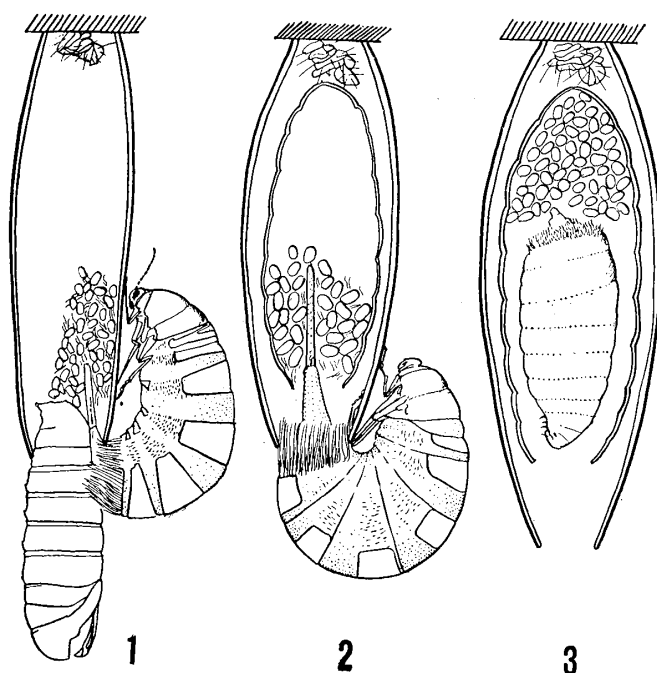


第8図 β 群の♀の羽化の過程(1から3へ)。

科, ムグリチビガ科 (Stigmellidae) 等の異脈亜目の原始的な段階にある科の蛾では, コバネガ科のような咀嚼性の口器より吸収性の口器に特殊化していく初期の様相を示しており, 大腮は消失しているが, 高等な鱗翅目において長く構造的な吸管となる小腮の外葉は, 昆虫の一般的な状態に近く, かなり短くて柔軟膜質であり, 左右の外葉は高等な蛾類にみられるような管状の組合せ構造にまで特化していない. このような口器を具えた種では食物の摂食方法も一本の吸管による完全な吸収の方法をとらず, 液体面に外葉の大部分を左右ばらばらに浸して液体をなめるようにして摂取する. 蛹にみられる外葉も小形で, 成体の外葉の形態形成が, ある条件のもとで停止されれば容易にこの器管の退化消失が起る状態にある. すなわち, 鱗翅目では小腮の外葉が退化した事だけで口器は完全にその機能を失うことになる. 昆虫の成虫における口器の退化, 機能の欠除は極めてその例が少くカゲロウやネジレバネの類に一般的にみられ, その他は大部分が鱗翅目の諸群にみられ

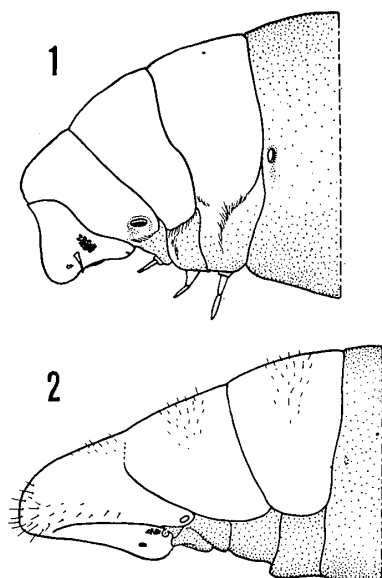
るだけである. そして, 鱗翅目の場合には口器の退化と♀の蛹期の卵巣成熟とはほとんど例外なくあいまって起っている. このように, α 段階にある現存の日本産の種はすべて蛹期に卵巣が成熟した状態に達し, 一部のものを残して口器の外葉は完全に退化してしまっている.

β 段階への移行. α 段階のこのような傾向と共に β 段階への準備はどのように進んだであろうか. β を α より段階ずける変化は形態面では翅の微小化であり, 習性面では飛翅しないことと羽化後ミノを離れずに交尾と産卵を終了することが完成されつつあることの2点である. 成虫期における位置的な移動を伴う♀の行動は摂食, 交尾, 産卵の三面がその主体を成している. ミノガ科における♀の摂食の不要性, 科全体としての誘引機構の発達による交尾の機会の獲得, 岩面に豊富に用意されている地衣植物等の条件下で, α 段階の♀は長時間羽化場所近くの同一個所に静止しているようになったと考えられる. また, 一部の α 段階の種では充分に発達した卵巣は飛翔を困難にさせる程に♀に負担をかけている. 筆者は, このように♀が羽化後に羽化場所をあまり離れない習性が, 翅の不利用一翅の退化と強く結びついているものと考え. 口器のよく発達したヒロズゴガ科のある種では, 羽化直後には卵巣は未だ充分に成熟せず, 卵は極めて小形であり, ♀は活潑に飛翔・歩行して食を求める. β 段階のミノガの大部分の種では, このような不動性の条件の上に更に♀はそれ自身が羽化してきたミノを絶好の産卵場所として利用する性質を獲得している. この習性の固定化は♀蛾の翅の不利用を一層促進させたにちがいない. 日本産の *Narychia* に近縁の一新属の種では♀が飼育器内で産卵する際に岩面上の蘚類の隙間に産卵する個体と, β 群のミノガがするようにその個体の羽化してきたミノの中に産卵する習性をあらわす個体とがあった. α 段階の *Narychia* 群の別の1未記載属の種では, ♀は自然状態でミノの内部に産卵する. 欧州では自然状態における α 群の種の産卵習性の観察はほとんどなされておらず, ミノ内に産卵する習性が α 群の種にどの程度固定されているかは判明していないが, 前2例にみられるような産卵習性の変異性は産卵場所としてミ



第9図 各群のミノガの♀の産卵姿勢の模式図.

1. β 群 (α 群の一部にもこれと同じ姿勢をとる種がある).
2. γ 群.
3. δ 群.



第10図 δ 群のミノガの♀の頭胸部.

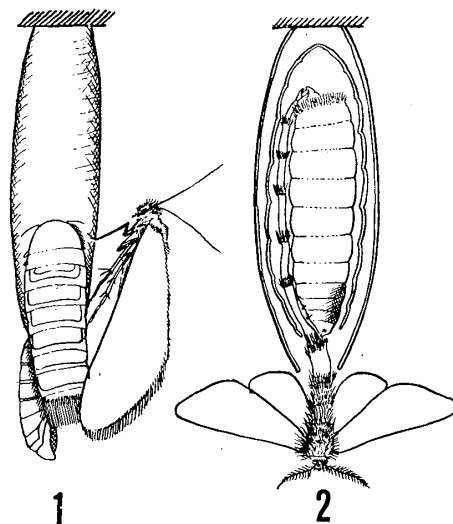
1. シバミノガ (*Nipponopsyche fuscescens* YAZAKI) (痕跡的な触角と脚が残っている).
2. *Pteroma* sp. (触角と脚は完全に消失している).

の翅の退化及び消失はほとんどの全ての目 (order) に見出される. 翅の退化した昆虫はそれらの生活と翅の退化の関連において大体次のように類別できる. それらは, 1) 成虫になっても食物をとらず羽化した場所で産卵し, ほとんど移動しない昆虫, 2) 植物寄生性の昆虫, 3) 脊椎動物寄生性の昆虫, 4) 発達した脚を具えて地表の歩行, 跳躍, 水の生活に適応した昆虫, 5) 低温の環境に適応した昆虫, 6) 島嶼性の昆虫, 7) 蟻, 白蟻の共棲虫等である. ミノガ科, ドクガ科等は (1) に, フユシヤク類は (5) に入るわけである.

翅が退化し, β 段階に達したミノガはまだ羽化の習性においては前段階の習性を継承し, 蛹は羽化の際に体をミノの外にのり出して脱皮し, α 段階で獲得されたミノ内への産卵の習性を一層固定化したと考えられる (第9図1). 初期の β 段階のミノガの♀は羽化すると蛹殻より完全に脱出してミノの表面に静止し, 現存の *Taleporia* の種のようにミノの上を自由に歩行することができたであろう. それがミノ内に産卵する習性の深まりともにより一層ミノに固定された生活となり, しまいには *Solenobia* の種のように蛹より脱出し最初につかまえたミノの下 (後) 口部にしがみつき, それより上には移動しないようになったものであろう. このようにして β 段階の

末期に到って, ♀は脚をほとんど歩行のために使用せず, ♀の体の中でしめる胸部の大きさはますます小さくな

ノの内部が選定されていく過程を暗示していると思う. α, β 群のミノガでは結局, 産卵場所がミノに固定化されているが, β 群の一部には *Dissoctena* のように無翅でありながらミノの内部に産卵せずに岩面等に産卵する種が知られている. このような例は稀なものではあるが, これは翅の不使用→翅の退化という過程が必ずしもミノ内産卵の固定化される段階を経ずに完成される事もあり得ることを示している. ミノガ科における翅の退化は, この間に働く生理的機構, それを次代に継承させる遺伝機構の問題は別にして, 翅の不使用の後に, その結果として起ったものと考えられる. 習性が形態変化に先行しているこの科の, 翅の退化現象の発生を説明するには, 機能的な翅を持っている種が単純に, 偶然的に起った変異により, その子孫において翅の形態形成が停止され, その結果生活が翅なしに適応したというような機械的な説明をもってするのはあまりにも不十分である. ドクガ科 (*Lymantridae*) やミノガ科の♀の翅の退化は生活の上で♀が極めて不活潑な動かない群にのみ起っている. このような翅の退化の過程にある♀では, 個体発生の過程における成虫の前のステージ蛹期においてかなり大きな翅が形成されていることも, 無翅化が一足とびに達成されたものではないことを示している. 発展段階としてみても, β より δ に向って翅は微小な退化翅より消失に倒る傾向を示し, 又それに伴う蛹の翅も成虫のそれより一層大形な状態で徐々に小形化している. 有翅昆虫における成虫



第11図 ミノガの交尾姿勢の模式図.

1. β 群のミノガ.
2. δ 群のミノガ.

ってきたと考えられる。

γ 段階への転換. β 段階より γ_1 段階への移行がどのように準備され、そして達成されたかという問題については筆者は未だ十分に納得のいく推論を出し得ない。 β と γ_1 の間の大きな差は羽化の際の脱皮が前者はミノの外部で、後者は内部でおこなわれるという点にあり、習性の進化の上からも前者があきらかに一次的である。ミノの外部で脱皮することは蛹がミノの内部より外部に運動する事によって達成される。 γ 段階においてミノの内部で脱皮することは、この運動がなにかの原因で直接的になされなくなったか、あるいは運動をしても外部への脱皮を阻止する要因がありこの条件下でミノ内脱皮が固定化されたかのいずれかの結果であろう。筆者の推定し得る過程は卵巣の発達に関係したものである。 $\alpha \cdot \beta$ 段階においては♀の蛹は♂のそれと大きさも太さもほぼ等しい。一方 γ 群の属 *Bacotia* や *Fumea* においては、頭胸部の小形化と腹部の膨大により♀の蛹は♂のそれに較べてより一層著しく紡錘形となっている。このような体形の *Fumea* や *Bacotia* の♀の蛹は、もしミノ外脱出の習性を持っていたとしても、ミノの下口の径よりも体が太くなり、脱出不可能である。これを実験的に押し出そうとしても穴が小さくて押し出せない状態に達している。このような機械的な説明の他にミノ内脱皮は蛹の運動を停止させた要因が蛹の卵巣成熟等の関連のもとに存在し、それにより達成されたであろう。この問題は更に一層多面的に検討される余地を残している。

γ 段階における産卵習性の変化は羽化習性の転換の結果である (第9図2)。すでに α , β 段階で達成された隙間産卵のミノの内部への転化は、 β の末期に一層根強い習性となって γ 段階にもちこまれたであろう。ミノ内脱皮という習性転化を起こして γ 段階に達した♀は産卵場所をミノの下口部に求め、最も産卵管の挿入の容易なしかも広い空間である蛹の脱皮殻の中に産卵するようになったものであろう。

γ_1 と γ_2 は静止の姿勢が異なる。 γ_1 の *Bacotia* や *Luffia* においては、羽化の際に♀は成虫体全部をミノの外に引き出し、体を真直に伸ばしてミノの下口に静止する (第6図8)。一方 γ_2 の *Fumea* 群の種では、♀は羽化しても第6腹節あたりまでをミノの外部に出すと脱出を中止し、尾端の3・4節をミノの内部にとどめたままU字形に体位を保つ (第6図4)。 β 群ではすでに *Solenobia* や *Diplodoma* 群の1未記載属の種において、♀は羽化しても *Taleporia* の種のように充分の歩行する能力がなく、脚はただ物につかまったり、しがみついたりする機能しかもたない。そのために、これらの2属の種では♀は羽化してもミノの上部には登らず、羽化は次のような過程で終了する。すなわち、蛹はその前半身をミノの外に出してから脱皮をはじめ、♀の成虫は体の屈曲、ぜん動運動により蛹殻より体をのり出し、半分位成虫体が蛹皮より出ると成虫体を上方に屈曲し、胸部がミノの下口部に達するとその部分を脚でつかみ、続いて後半身を引き出す (第8図)。 γ_1 の *Bacotia* においては、脚はミノの上方によじ登るような機能を全く失い、中・後脚はミノの中に残されたまま下口部につかまっているための機能しか持たない。羽化習性の変化の結果、ミノの中で脱皮し下口より脱出しようとする際の *Bacotia* の♀の行動は、体を完全にV字形に折り曲げるようにして体全体を引き出すようにする。この動作は *Solenobia* のそれより一層“困難”な動作であるように思われる。*Fumea* 群の種の静止の姿勢は、このような脱出の困難な腹端の数節をミノの内部に残したまま脱出を中止した結果であろう。*Fumea* 群の種では脚の機能が一層退行的であり、その動きは極めて鈍く、勿論歩行はまったくできない。このようにして脚の機能は一層弱まり、脚の構造の退化が続いたものであろう。 β 群の諸属においては側板と基節の間には膜質部がある。これに対して γ_1 の *Bacotia* ではこの間は癒合し、更に *Fumea* 群の種では胸部の皮膚の膜質化が進み、脚も軟弱化し跗節の分節は非常に不完全になっている。

δ 段階への到達. γ 段階より δ 段階への発展はこのような γ_1 より γ_2 への発展の進展としてあらわれたものであろう。 γ_2 群のような静止姿勢を保っていた♀が、ミノの内部で脱皮しミノの下口部より前半身をのり出してもすでにミノの下口部をつかまれないような状態に達した時 δ 段階へのステップが踏まれたものであろう。*Pteroma* にみられるような脚の完全な消失は上記のように脚が具わっていても機能的ではなく、それを使用せずにミノ外に前半身を下垂するだけにとどまる習性の段階を経て達成されたものと考えられる。この推論は δ 群

の♀が一般的に羽化後、しばしば前半身を下垂することや、退化途上にある脚を具えた δ 群の♀が存在することにより想定されたものである。日本産の δ 群のほとんどすべての種において、♀は羽化後にその前半身をミノの外部に露出しあたかも♂を誘うような姿勢をとる（第3図5，第6図7）。この習性は♂が飛来し交尾するまでしばしば続けられ、又オオミノガにおいては♂の活動が活潑になる夕刻に盛んになることから推定して♂の誘引に何らかの関係を持つものであるが、 γ 段階との関連を考慮におけば、ミノより脱出しようとする習性の歴史性を担っているものと思われる。 γ 群の♀のように完全な形（跗節の癒合はあるが、腿節、脛節、跗節に分節し、爪がある）をした脚を具えながらミノの下口部にすがりつかない δ 段階の習性を示す♀はまだ知られていない。しかし、 δ 群の♀の中には微小ではあるが不完全な分節を残した脚を持つ種が知られており（*Apterona*），日本産のものではシバミノガは最も脚の退化が遅れている種である（第10図）。両者共に爪は消失している。これらの点を考慮すると、翅の退化消失と同様に、 γ より δ に移行する際の脚の退化は突発的に、一足とびに脚の消失が起きそれに伴ってしがみつく習性を失ったと考えるよりも、まだ構造的な脚を具えている状態でしがみつきの生活から脚を使わず前半身を下垂するようにして虫体を外部に出す生活への転化の後に、徐々に脚の退化・消失が起ったものと推定するほうがより妥当であろう。

γ 段階と δ 段階の間の他の著しい相違は産卵管の構造と産卵習性にあらわれている。 δ 段階の下垂する習性は、前段階にみられる長く伸縮できる産卵管を具えている段階において獲得されたものであろう。 δ 段階のようなミノに対する成虫の位置では、すでに長く伸縮できる産卵管はそれが本来持っている隙間への産卵という機能を発揮する間隙を失う。ミノ内の蛹殻の中にある♀の腹端部は蛹殻の尾端部に達しており、特別に産卵管を伸長しなくても産卵が可能になり、この群が長く保持し続けてきた間隙産卵の習性が変化し、そして交尾した♀はただ蛹殻の最深部より徐々に卵を産み、卵塊が大きくなるに従って♀の虫体は縮小し、産卵管をほとんど伸ばすことなく産卵するようになったのであろう（第9図3）。 γ 段階ではミノの下口部より蛹殻の奥深く卵を産み込むために長い産卵管は十分にその機能を発揮していたわけである。

γ 段階以前のように、長い産卵管を持つ種では♀は第7腹節に生ずる長軟毛を卵や産卵管に軽くつけて、これを卵に混ぜて隙間につめこむ習性を持っている。卵は軟毛を緩衝物にして、軟かく物の隙間や蛹殻の中に埋め込まれている。これに対して δ 群においては第7腹節の毛は大変短い微細毛となり、ビロード状に密生している（第7図）。この毛は♀の運動により蛹殻の内面に一部はすり付けられるが、短くなった産卵管をもってしてはこの毛を抜きとることはできず、一般にこれは卵に混ぜられない。これらの毛は産卵が終了した時に卵塊の表層に密になすりつけられ、毛の栓を形成するために使われる。このような、尾毛の短縮やその用途の変化も δ 段階への習性の変化の結果として二次的に起ったものであろう。

以上の特徴の他に δ 段階の♀は、退行的な生活を通じて触角と複眼の著しい退化と消失、腹部の硬皮板の膜質化を起したと考えられる。♀の産卵数の増加、腹部の膨大化も δ 段階に達して最高になり、♂の成虫もヒロゾゴガ上科としては例外的に大形になっている。

交尾の姿勢も α と β の間、 γ と δ の間で変化している。この変化も♀の羽化の習性と羽化後の静止の姿勢により決定されてきたものであろう（第11図）。この習性の α 段階より β 段階への移行は容易に達成されたであろう。 β ・ γ 段階に達すると♀はミノの上に静止しているために一般の蛾類にみられる交尾体位はとり得ない。♂は♀のミノに静止し尾端で♀のそれを把握すると♀は直ちに産卵管を縮め交尾がなされる。♂はこの間、はじめから♀とはV字形の位置をとりつづける。 γ 段階から δ 段階への交尾習性の転換は一度に完成されたものではなくて、現在みられる両群の交尾習性の間を埋める一連の段階が存在したと考えられ、この過程を通じて♂の腹部の特異な伸長の機能と形態が完成されたものであろう。

以上でミノガ科の♀の発展段階についての検討を終る。これまでの論義を通じて、不完全なものではあるが α ～ δ 群の種より抽象した α , β , γ , δ の諸段階の特徴とその序列はミノガの♀の発展段階としての意義を強くあらわしている事が示された。そしてミノガ科の♀の形態の退化は習性との深い相互作用の結果として一定の生活上

の条件のもとで必然的に完成されてきた事も推定しうる。このことは、♀の発展段階とは別に起った変異によって分化した同じ段階の異なる系統においても♀が退化の要因を保有し続けているかぎり平行的にそれに続く諸段階への発展が可能である事をも示している。その具体的な例証はVで行う。筆者はこの項において各発展段階の内容を現存の種の検討より決定した。このような段階の内容の決定には一つの危険が伴う。それは同じ祖先型より分化していながら、一方では δ 段階に達しているのに、現存の α 群や β 群は発展の条件を具えながらなぜ現段階までにしか発展が進んでいないのかという事である。このことは、単に進化の速度が異なるのであろうというのも一つの説明になるが、やはりそこには進化の速度とは別に発展を阻止する別の要因が強く働いている場合があるにちがいない。すなわち、現状では次段階に進むには要因上不完全な状態にある種が存在する可能性がある。これまでの論議はこの点に関してほとんど考慮されずになされておき、いわば発展が頭打ちになっている対象から抽象した内容を動的な発展の諸段階として説明しようとしている部分もあるであろう。

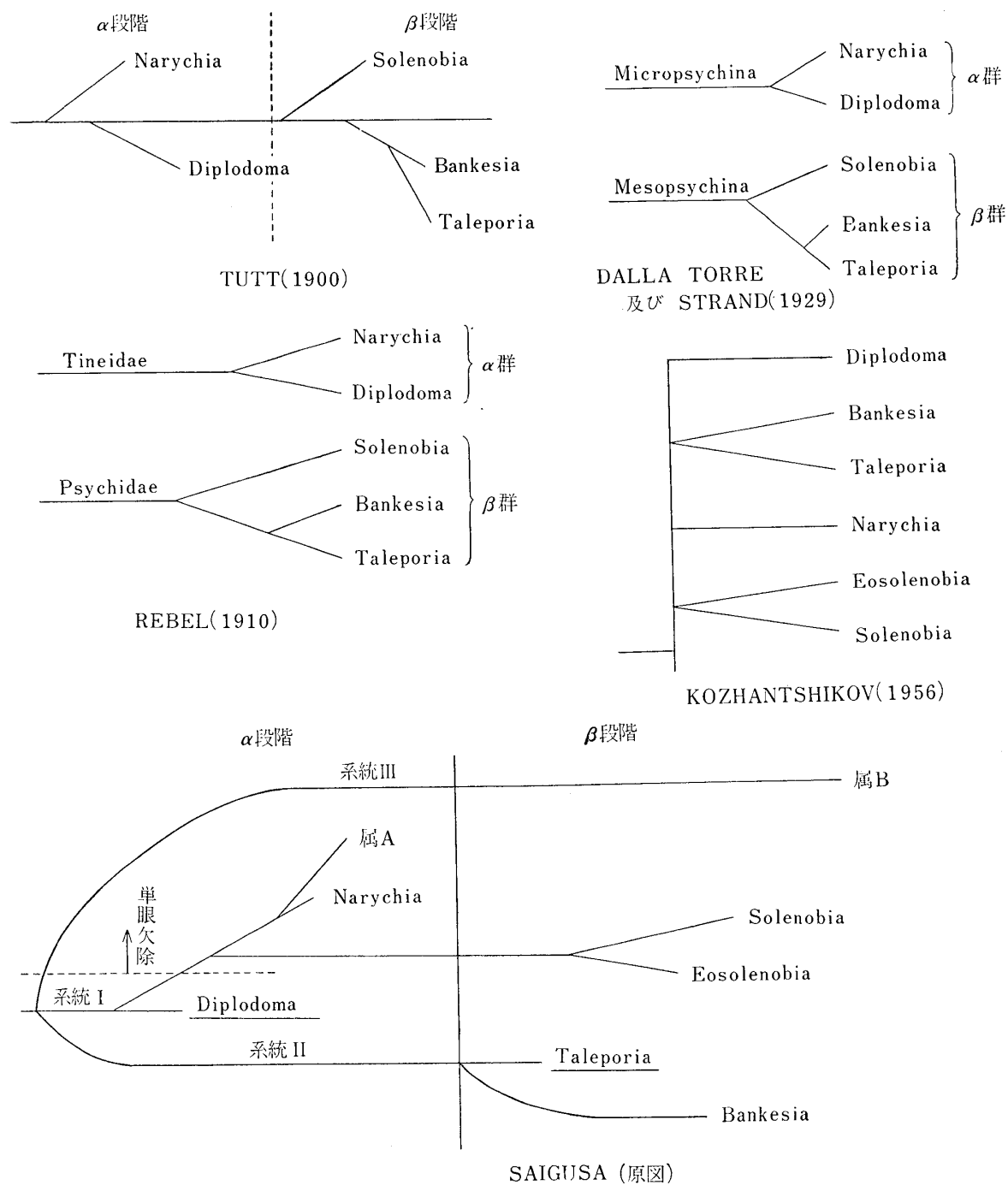
V 系統論と発展段階の関係

本項では、前項の頭初で簡単にふれておいた平行現象 (parallelism) の問題について *Diplodoma* 群を対象にして検討してみる。平行現象とは類縁関係の近い別系統の生物群の間で類似した条件下に同じような形態や習性が平行的に起源を異にして現われてくる現象を意味する。

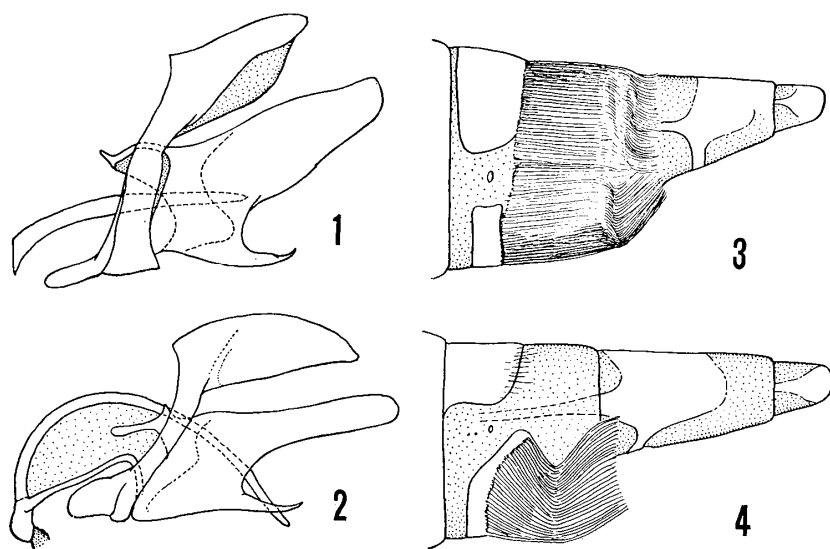
Diplodoma 群は *Diplodoma*, *Narychia*, 前属に近い未記載属 A, (第2図1, 2), *Solenobia*, (第2図4) *Eosolenobia*, *Taleporia* (第2図5), *Bankesia*, 未記載属 B の8属を含む原始的なミノガの一群であり、前3属は♀が α 段階であり、残りは β 段階である。この群に入る属はすべて幼虫が三角柱状のミノを作る事(第6図1, 2, 5), 蛹の構造が相互に極めてよく類似している事, 原始的な属では単眼を具えている事, δ 交尾器の valvae の腹側の突起が針状でその先端に鋸歯状突起を欠く事, tegumen と vinculum が完全に癒合して一体になっている事等の顕著な特徴により他の群から区別できる自然群である。この群に入る属の類縁関係については、これまでに TUTT (1900), REBEL (1910), DALLA TORRE 及び STRAND (1929), KOZHANTSHIKOV (1956) により4通りの見方が発表されている。これらの見解を系統像であらわすと次のようになる(第12図)。このうち、TUTT と KOZHANTSHIKOV のものは原著者自身により示された系統図であり、他の系統図は筆者が原論文より判断して表示したものである。まず TUTT の見解では α 段階と β 段階は単系統的 (monophyletic) に配列されており、*Narychia* と *Diplodoma* の共通の祖先型がさらに発展して β 段階に達し、*Solenobia* と *Taleporia* 及び *Bankesia* の祖先型を派生した事が示されている。REBEL や DALLA TORRE 及び STRAND の分類においてはこれらの属を α 群と β 群に分割し、それら2系統的に対立させている点で TUTT の系統と異なる。しかし、*Solenobia* を *Taleporia* と最も近い類縁関係におき、*Narychia* と対立させている点では三者は大同小異であり α , β という発展段階がそのままそれぞれまとまって自然群をあらわしているという想定の上に組立てられた系統関係である。KOZHANTSHIKOV の見解は以上の三者とは根本的に異なっている。彼は α , β が単に発展段階として諸群に平行的にあらわれたものであると考え、その中でも特に *Solenobia* と *Eosolenobia*, *Taleporia* と *Bankesia* は相互に類似しているので近く配置してあるが、これらの2群を含めて残りの属をそれぞれ独立に対置した。そして、*Taleporia* を何よりも *Diplodoma* に近く関係づけたのは、文中には明記してはいないが、脈相と単眼にみられる原始性に着目した結果であろう。

筆者のこの群内部の系統関係に関する解釈を図示すると第12図の下端のようになる。IVの論議を通じて、ミノガの♀の発展段階としての $\alpha \sim \delta$ は生活と形態が密接に関連しあって必然的に達成されてきた事が強く示され、現存の $\alpha \sim \delta$ 群の中には同一群の内部に平行的に進化してきた異なる系統のものを含む可能性のある事を示した。その反面、 δ 交尾器の構造はこの科を通じて著しく安定的なものであり、♀の第7腹節の尾毛も $\alpha \sim \gamma$ 群の間ではほとんど変異を生じない形質である事も示した。鱗翅目の他の多くの科のなかで、 δ 交尾器の構造に主眼点において想定された系統像はかなり客観的なものであり、更に δ 交尾器が同質的で変化の少ない群の中に

あらわれたこの器官の原始形からの分化は系統の分化を強くあらわしていると考えられる。一方 KOZHANTSHIKOV が系統関係を示すためにとりあげた脈相はこの科全体からみても著しく変異にとんだ形質であり、このような特徴にこそ♀の発展段階と同様に平行的な退化が起ると考えるべきである。また、単眼を具有することはこの科の原始的な特徴の一つである。このような原始的な器官が系統の異なる群に部分的に平行的に残る可能性は、形態は分化が機能や生活と直接的には密接な関係を持たないで平行的にあらわれる事が少ない器官が系統的に異なっ



第12図 *Diplodoma* 群の属の類縁関係を示す図(各系統図の下に著者名と発表年を示す。DALLA TORRE 及び STRAND と REBEL のものは筆者が原論文の内容より判断して作図したもの)。

第13図 *Diplodoma* 群の腹端部.

1. *Taleporia* sp. の♂交尾器側面図 (系統II).
2. *Solenobia* sp. の♂交尾器側面図 (系統I, phallus の基端より saccus 基部に達する fultura inferiorがある).
3. 未記載属Bの♀の第7腹節以後の腹端部 (系統III, 背腹両側より尾毛が生えている).
4. *Solenobia* sp. の♀の第7腹節以後の腹端部 (系統I, 背板より尾毛が生えていない).

長い骨化が存在する. この骨片は fultura inferior と呼ばれる構造で juxta とは系統的に異なる起源の器官であり, ミノガ科としてはこれらの属だけにあらわれる新生器官である (第13図2). そしてこの構造を持つ属は, 筆者の調査した範囲ではすべて♀の尾毛が第7腹節の腹面域 (venter) だけに生えており, この科で本来尾毛を生ずるべき背面域は無毛でわずかの鱗片を生じている (第13図4). 残りの *Taleporia*, *Bankesia*, 属Bにはこれらの2特徴はみられずに, 原始的な状態にとどまっている (第13図3). しかし, *Diplodoma* はその脈相がこの科の基本的な状態であり, 単眼を具え, ♀が α 段階であり, 前脛節の葉状片が長くほとんどあらゆる特徴について原始的である. 以上の諸点から判断して, *Diplodoma* 群の祖先形が未だ *Diplodoma* のような原始的な特徴を具えている段階において, この祖先形の中に前記したような生殖器官に変異を伴う系統Iが分化してきたと考えられる. そして *Taleporia*, *Bankesia*, 属Bは系統Iとは別の系統としてに祖先形より分化したものであろう.

系統Iは交尾器の特殊化を起こして祖先形より分化した後, 次の段階で単眼を消失した *Narychia* や *Solenobia* の祖先形に発展した. 系統Iは単眼欠除群に発展するとともに, Iが分化した当時のままの体制の属 *Diplodoma* のように分化の遅い, 或いは分化の停止した群を残した. 単眼欠除群は次の段階において♀が α 段階にとどまる群と β 段階に発展する群に分化したと考えられる. 前者は♀が有翅であることと葉状片が大形である点では原始的であるが, 前翅中室内で中脈は単一の非分枝形に退化した. この段階を現在も継承しているのが *Narychia* であり, これが更に R_{4+5} の中室内での退化消失という脈相の退化と葉状片の微小化・消失という過程を経て属Aに達したと考えられる. 一方, 単眼欠除群の内の β 段階に発展した群は, その発展と共に葉状片の微小化をおこしたと考えられる. この系統より分化したと考えられる *Solenobia* も *Eosolenobia* も共にこの特徴を具えている. この β 群は次に前翅の中脈が中室内で非分枝形になった *Solenobia* と, R_{4+5} の中室内での消失をおこした *Eosolenobia* に分化し, 現在に到っている. このように *Solenobia* は系統Iの1属として *Narychia*

た群にそれぞれ新生される可能性よりも, 一層大きいであろう. 筆者が *Diplodoma* 群の系統の解明にあたって♂交尾器の構造の特殊化と, ♀の尾毛について特に重点をおき, それを第一次的な段階における系統分化をあらわす特徴としたのは前記のような理由があるからである.

この群の♂交尾器を調査すると, この器官に著しい特殊化が起っている属がある, それらは *Diplodoma*, *Narychia*, 属A, *Solenobia*, *Eosolenobia* の5属であり, これらの属の種では phallus の前端部近くより manica の腹中線上を通り saccus の基部に達する細

に非常に近い祖先形より β 段階に達したものであり、*Taleporia* との類縁関係は *Narychia* との関係よりも遠い。

Taleporia と *Bankesia* の系統Ⅱの祖先形は、属Aや *Solenobia* が特化したと同様に、前脛節の葉状片の短縮化と、前翅中脈の中室内の分枝の消失により *Diplodoma* 群全体の祖先形より分化したと考えられる。この系統は次の段階に達して β 群に発展し、*Taleporia* と *Bankesia* に分化したものであろう。*Taleporia* では R_4 と R_5 は中室より先で分枝するようになり、幼虫のミノも細長くなり、落葉の中での生活に適応するようになったものと思われる。一方、*Bankesia* は *Taleporia* と同様に R_4 と R_5 に異常を起こしたが、*Taleporia* のように2脈が分枝するのではなく、そのいずれかが消失して、*Narychia*, *Solenobia* 形の脈相を持つようになった。この属は依然祖先形や系統Ⅰと同様に幼虫は背の高いミノを作り、岩や樹皮上の地衣を食う生活を続けているものである。

前記2属と同様に、交尾器や♀の尾毛には特殊化を起さないが、その他の特徴に関しては著しい特化を起している属Bがある。この属は日本全国に分布し、他の地域からは全く知られていない特殊なものであり2種により構成されている。この属の特殊化は他群と平行的な変化としては単眼の消失、 R_4 と R_5 の合一、前翅中室内での R_{4+5} 及び中脈分枝の消失、前脛節葉状片の微小化等この群の中にあらわれる特殊化をほとんどすべて起しており、その上8交尾器の肛門直下の diaphragma 上に大形の棘状突起を生じた骨片を新生し、♀の体鱗が全く失われ、♀の触角が極めて短くなり分節が不完全になるという他の属にはみられない著しい特殊化を起している。この属が *Diplodoma* 群の祖先形よりどのような過程をたどって特殊化してきたかという問題は、この属の特殊化があまりにも著しく、近縁の属が現在発見されていないために、決定の困難な問題である。この属の具えている原始的特徴は *Bankesia* に最も共通的である。*Bankesia* は単眼を具えているが、この属はこれを欠く。*Narychia*や属Aが *Diplodoma* 型の祖先形より分化する段階で容易に単眼を失ったのに比較すると、*Bankesia* のように♀が β 段階に達した上に、更に8の諸形態に多くの特殊化を起した属が現在に到るまで単眼を消失せずに保持してきたことを考慮に入れると、単眼はこの属では極めて失われ難い器官であると考えられる。属Bが *Bankesia* の単眼消失とその後の特殊化によって発展してきた属と考えることにはこのような難点がある。筆者の考えとしては、属Bは *Diplodoma* 群の共通の祖先形より著しい退化の速度をもって単独に現在の状態に達したものと想定する。属Bに近縁属が見られないことも、この属がその祖先形からの発展の速度が著しく速かったために、その発展の諸段階で退化を停止した群を残さず、全体として一系列的に現在に達した結果であるとも考えられる。

Diplodoma 群についての筆者の系統論の概要は以上の通りであるが、KOZHANTSHIKOV のそれと異なる点は生殖器官の変異を重視することによって KOZHANTSHIKOV により4系列にわけられていたものを2系列に統一した点と *Taleporia* 及び *Bankesia* の位置を *Diplodoma* より別系統におき、*Diplodoma* は *Narychia* や *Solenobia* の祖先形と共通なものから分化した属である事を示し、新に2属を加えてその系統的な位置を決定し、系統論により一層安定性を加えた点である。筆者の系統論からは、♀にみられる α 段階より β 段階への発展は唯一の系統から直進的に起ったものでもなければ、 α 群と β 群が全く独立に対立して発展してきたものでない事が示される。そして、*Taleporia* 及び *Bankesia*、属B、*Solenobia* と *Eosolenobia* の三群は全然別個の系統の中で β 段階へのステップを踏んだ事が示されている。少なくとも *Taleporia*, *Bankesia* と属Bは *Solenobia*, *Eosolenobia* とは全く別の α 段階の祖型より分化したものであろう。この事はⅣで推論されたように、ミノガ科の♀は異なる系統のもともども発展の条件がそろえば、平行的に α 段階より β 段階への発展が可能であった事を示し、Ⅳの推論を裏付けている。

ミノガ科の中には♀の発展段階とは別に多くの系統（自然群）が存在し、それらが相互に独立に、 α 段階より δ 段階にいたる系統の諸段階に発展してきているとする推論は、*Diplodoma* 群のほかにも多くの例証により裏付けることができる。ミノガ科の系統論においては、♀の発展段階と系統とを区別し、その上で両者を統一的に

考察することによって、真の系統像により一層近い結論がえられるであろう。

日本のミノガはようやくその研究がスタートについてところであり、種やその生活内容もまだ極めて不完全にしかわかっていない。この科の蛾の分布が非常に局所的であること、発生期が年1回で短期間であることなどが全国的な研究の進展をはばんでいる。全国各地の同好者が、外観は地味ではあるが生活史の大変面白いこの科の研究を進められることを期待する。資料の量的な増大と共に、異なる考えかたのうまれることはこの科の系統論を更にすすめる上に必要なことであり、これは多くの地方の同好者の協力のなかでより早く達成されるであろう。この科の蛾の幼虫は溪谷や暗い森林の岩面、樹幹等に生ずる緑色の粉状地衣を食う種が $\alpha \sim \gamma$ 段階の種に多い。山間の墓地もよい採集地である。 δ 段階の種は高等植物を食う種が多い。地衣を食う種は飼育が困難であるので、一部は自然観察を行う必要がある。成虫の発生は3月から6月頃に最も多いことを付記する。

VI 要 約

これまで、ミノガ科の系統論を展開するための基本的な方法として、この科の蛾の形態と習性の相互関係とその発展について論じた。資料や考察の点で不完全な面が著しく、それらは今後の問題として残されるが、全体を通じて習性と形態をできるだけ統一して考えようと努力した。この試論の中から次のような事項があきらかになった。

1 ミノガ科の系統発生を研究する場合には、形態の研究と共に生活史を問題にすることによって、両者の統一の中から形態の研究だけでは達し得ない系統像の解明や進化要因論への接近がなされた。

2 ミノガ科の♀の形態と習性にみられる発展段階とその序列 $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \rightarrow \delta$ が想定され、それらの段階はミノガ科全体にみられる発展のための必然性により進化してきたものであると考えられる。それ故に、異なる系統の間に平行現象として♀の諸発展段階がみられる。

3 翅、脚、産卵器官等の退化現象については、諸器官の不使用が生活上の必然性による習性の転換の結果として起り、器官の不使用がその器官の機能の弱まりと器官の退化をもたらした、という一連の退化の過程の存在を裏付ける歴史性が現存のミノガの個体発生や種間の相違の中に見出される。

4 ある一連の習性の変化過程においては、 γ 段階より δ 段階への静止状態の変化のように、習性転換による不使用の結果としての器官の機能の弱まりと構造の退化の過程がある段階に達すると、この器官の構造の退化が一連の習性の次段階への発展をひきおこしたことがあったと考えられる。

参 考 文 献

- DALLA TORRE, K and STRAND, E. (1929) Psychidae. Cat. Lep., W. Junk, 34: 1-211.
 FRACKER, S. B. (1915) The classification of Lepidopterous larvae. Illin. Biol. Monogr., 2 (1) : 1-140.
 GERASIMOV, A. M. (1937) Beitrag zur Systematik der Psychiden auf Grund der Erforschung der Raupen. Zool. Anz., 120 (1/2) : 7-17.
 HINTON, H. E. (1946) On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. Trans. R. ent. Soc. London, 97 (1) : 1-37.
 KOZHANTSHIKOV, I. V. (1956) Psychidae. Fauna USSR, Lepidoptera, 3 (2) : 1-516 (in Russian).
 MOSHER, E. (1916) A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. Bull. Illin. Lab. Nat. Hist., 12 (2) : 39-40.
 MURTFELDT, M. E. (1876) Larvae of *Anaphora agrotipenniella*. Canad. Ent., 8 (10) : 185-186.

- REBEL, H. (1910) Psychidae. In Spuler: Schmetterlinge Europas, 2 : 171-188.
- 徳田御稔 (1957) 改稿進化論, 岩波書店 : 1~250.
- TUTT, J.W. (1900) A natural history of British Lepidoptera, 2 : 101-434.
- 矢野宏二 (1958) 近畿のミノガ科の研究. 大阪府立大学農学部昆虫学教室出版 4 : 25-39.
- WALSINGHAM (1887) A revision of the genera Acrolophus, Poey. and Anaphora, Clem. Trans. ent Soc. London, 1887 : 137-173.
- WERNER, K. (1958) Die Larvensystematik einiger Kleinschmetterlingsfamilien. Abhandlungen zur Larvensystematik der Insekten, 2 : 1-145.

Summary

In this paper, the author discussed the basic problems on the phylogeny of psychid-moths from the point of views of comparative morphology and ethology. If we intend to have correct understanding of the phylogenetical relation and the factors of evolution, we must investigate the comparative studies on the habits besides the studies of comparative morphology. The author mainly investigated the degeneration of the body structures and differentiation of the habits of adult females of psychid-moths.

Females of psychid-moths in Japan are separable into four groups morphologically and ethologically.

α -group: Wings and legs are well-developed and functional. Having very long apophyses anteriores and posteriores, female can stretch her ovipositor long. At emergence, female pupa moves toward the posterior opening of the larval case, protrudes the anterior half of the body, then the adult insect emerges. Adult female is a rather moveless creature and often does not leave the larval case. Female lays eggs in the slits on rock and mosses, or sometimes in the larval case. Japanese genera belonging to the α -group are *Diplodoma* and four undescribed genera, one of which is very closely related to *Narychia*.

β -group: Wings are degenerated into a minute membranous process which has no wing veins. Therefore, this organ completely lacks the function of flight. Legs are well-developed but short and the function of walking is extremely reduced. Female slowly climbs up and down on the lateral side of the larval case, or only hangs at the posterior opening of the case. At emergence, female pupa moves toward the posterior opening of the case from which she protrudes the anterior half of her body, and the adult insect emerges. Adult female does not leave her larval case, and rests on the lateral side of the case until male comes to copulate. After copulation female inserts her ovipositor into the slit between the larval case and protruded pupal skin, and lays eggs in the case. Japanese genera belonging to the β -group are *Taleporia*, *Solenobia* and an undescribed genus.

γ -group: Wings are degenerated into a minute membranous process which has no wing veins. Therefore, this organ completely lacks the function of flight, or it is completely obliterated. As the legs are short and lack the function of walking, female hardly hangs at the posterior opening of the larval case. As apophyses anteriores and apophyses posteriores are very long, the stretched length of ovipositor is the longest among all the groups. At emergence, female pupa does not protrude the anterior half of her body from the posterior opening of the larval case. Therefore,

the adult female molts in the larval case, then comes out of the case. In the subgroup γ_1 , adult female completely draws out herself from the case, while in the subgroup γ_2 , the female draws her body until the sixth or seventh abdominal segment is protruded out of the case, therefore the posterior extremity of body is hidden in the case. After copulation, female inserts her ovipositor into the posterior opening of the larval case, and fills the empty pupal skin in the case with eggs, Japanese genera belonging to the γ -group are *Fumea*, *Proutia*, *Bruandia* and *Bacotia*.

δ -group: Wings are completely obliterated. Legs are degenerated into the minute simple process which is lacking the terminal claws. In some genera, the degenerated legs still retain incomplete segmentation. Ovipositors degenerated into a knob-like process, and apophyses anteriores and apophyses posteriores are very short, thus making the ovipositor unstretched. At emergence, female pupa does not move toward the posterior opening, therefore the adult female molts in the larval case. Female often protrudes the anterior half of her body from the posterior opening of the case. At copulation, male inserts his abdomen into the posterior opening of the female case, and stretches the abdomen between the pupal skin and adult female. Japanese genera belonging to the δ -group include *Clania*, *Oiketicoides*, *Canephora* *Nipponopsyche* and some other genera.

As the result of the comparative ethology and morphology of psychid-moths, the author came to the conclusion that the degeneration of body structures and the differentiation of habits have taken place in the order of $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \rightarrow \delta$, which are represented respectively by the above mentioned groups at present. Ancestors of psychid-moths might have destined to or had the inevitability for the degeneration of body structures and the differentiation of habits. This phenomenon is found in the case-bearing habit in the larval stage, the slit-ovipositing habit of the female, degeneration of mouth parts and the maturity of eggs in the pupal stage. Under these conditions, adult females might have got such a habit that they lay eggs in the larval cases. The change of ovipositing habit might have made females stay on their larval cases, then necessity of flight for locomotion might have lowered. Under the disuse condition of wings, this organ might have degenerated. Habit of egg-laying into the larval case might have strengthened by the attachment of females to the larval case, then walking function of legs also might have reduced and females have got the resting habit hanging at the posterior openings of the case.

On the other hand, degeneration of organs for locomotion might have brought the increasing of egg laying capacity in the body cavity, and further possibly caused the reduction of function of locomotion in pupal stage, thus the female pupae lost their primitive habit of out-case emergence. Step to the δ -stage might have occurred as the result of the disuse of legs. At the stepping period, the females with well-developed legs might have changed their hanging habit, and after emergence, females might have not grasped the case but only protruded down the anterior half of their bodies from the posterior opening of their cases. Following the change of resting habit, legs of adult females might have set to the degeneration and lost terminal claws. The above explanation is supported by the presence of rudimentary legs and the protruding habit of adult females. Shortening of ovipositor might also followed after the changing of the habit.

Phenomenon of the degeneration of body structures and the differentiation of habits might have been attained in various lineages. Therefore, the species of the same stage of evolution

must also exist in various liniages at present. For instance, *Diplodoma*, *Narychia* (α -group), *Solenobia*, *Eosolenobia*, *Taleporia*, and *Bankesia* (β -group) compose a natural group. Among these genera, the ventral process of valvae of male genitalie is simple, spiny and lacking numerous mintue processes and the larval cases are trigonal in section. In this generic group, four former genera are very closely allied to each other in possessing fultura inferior on diaphragma of the male genitalia and naked seventh abdominal terga of females. Two latter genera have not those characters. Therefore, the ancestors of this group might have differentiated into at least two liniages in the α -stage, then step to the β -stage occurred independently on each liniage respectively.

Taking into consideration of the differences of ontogeny, body structures and habits, the author could find a phase of psychid-phylogeny which may support the following explanation of the process of degeneration of wings, legs and ovipositors. In the first, the disuse of these organs occurred on the results of the change of habits which are caused by the inevitability of life, then the function of the organs decreased and finally the organs are degenerated.